

Contribution à l'étude du genre *Hemionitis* L.

2. Morphologie et anatomie de *H. palmata* L. (*Adiantaceae*)

P. NICOLAS

Résumé : Ces observations complètent notre étude du genre *Hemionitis*. *H. palmata* se révèle différent de *H. arifolia*, par plusieurs traits structuraux. L'anatomie du pétiole présente des caractères très particuliers. Les bulbilles, en nombre variable, se développent sur les marges du limbe. L'évolution de leur vascularisation est à rapprocher de celle du jeune sporophyte provenant de la germination d'une spore.

Summary : These observations complete our study of the genus *Hemionitis*. The species under study appears different from *H. arifolia* in several morphological and anatomical characters. The anatomy of the stipe presents very peculiar features. The bulbils, in variable number, grow on the margins of the lamina of every adult frond. The evolution of bulbil vascularization is similar to that of very young sporophyte issued from the germination of a spore.

Pierre Nicolas, Laboratoire de Cytologie végétale, Cytotaxinomie et Ptéridologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

Nos études antérieures, concernant certaines *Adiantaceae*, ont mis en évidence des modes différents de ramification de l'axe, de la plantule à l'individu adulte, selon l'espèce considérée. Au sein du genre *Hemionitis*, *H. palmata* L. et *H. arifolia* (Burm.) Moore sont les seules espèces cultivées dans les jardins botaniques, donc facilement accessibles, ce qui explique qu'elles soient les seules que nous ayons pu étudier. *H. arifolia* est une espèce d'Asie tropicale tandis que *H. palmata* se rencontre en Amérique tropicale.

A notre connaissance, *H. palmata* n'a fait l'objet d'aucune observation anatomique particulière. Le matériel étudié a consisté en spores et fragments de rhizomes, reçus de différents jardins botaniques¹, que nous avons cultivés en serre pendant plusieurs années. Les méthodes d'études sont celles que nous avons retenues pour *H. arifolia* (NICOLAS, 1983a), espèce à laquelle nous ferons souvent référence, pour comparaison.

1. Jardins botaniques des Universités suivantes : Szeged (Hongrie) ; Amsterdam, Utrecht (Pays-Bas) ; Berlin (R.D.A.) ; Erlangen, Francfort, Kiel, Mayenne (R.F.A.) ; Bâle, Zürich (Suisse). Jardins botaniques de Groningue (Pays-Bas) ; de Berlin-Dahlem (R.D.A.) ; de Munich (R.F.A.). Nous tenons à remercier ici, très vivement, les Directeurs de ces Établissements.

ABRÉVIATIONS EMPLOYÉES POUR LES FIGURES

AA : apicale d'axe	P : péricycle
AFR : apicale de fronde	PH : phloème
BUL : bulbille	RC : racine
CEL : cellules lignifiées	VLIM : vascularisation du limbe
E : endoderme	VBUL : vascularisation de la bulbille
FR : fronde	XY : xylème
LIM : limbe	

Colorations

C.V.M. : Carmino-vert de MIRANDE	P.A.S.-F.G. : Réaction PAS et coloration au fast-green
H.L. : Glychémalum d'après LILLIE	

LA PLANTULE

Le rhizome, brun foncé, peut être considéré comme dressé. Le pétiole est écailleux et porte également des poils. Les deux faces du limbe sont recouvertes de poils dont la densité est bien supérieure à ce qu'elle est chez *H. arifolia*. Les bases pétiolaires persistent et forment un manchon autour de l'axe qui est alors complètement masqué. L'indice phylotaxique est de 2/5. Le limbe des premières frondes formées est moins découpé que celui des frondes suivantes et nous n'avons jamais observé de bulbilles foliaires, celles-ci n'apparaissant que plus tard.

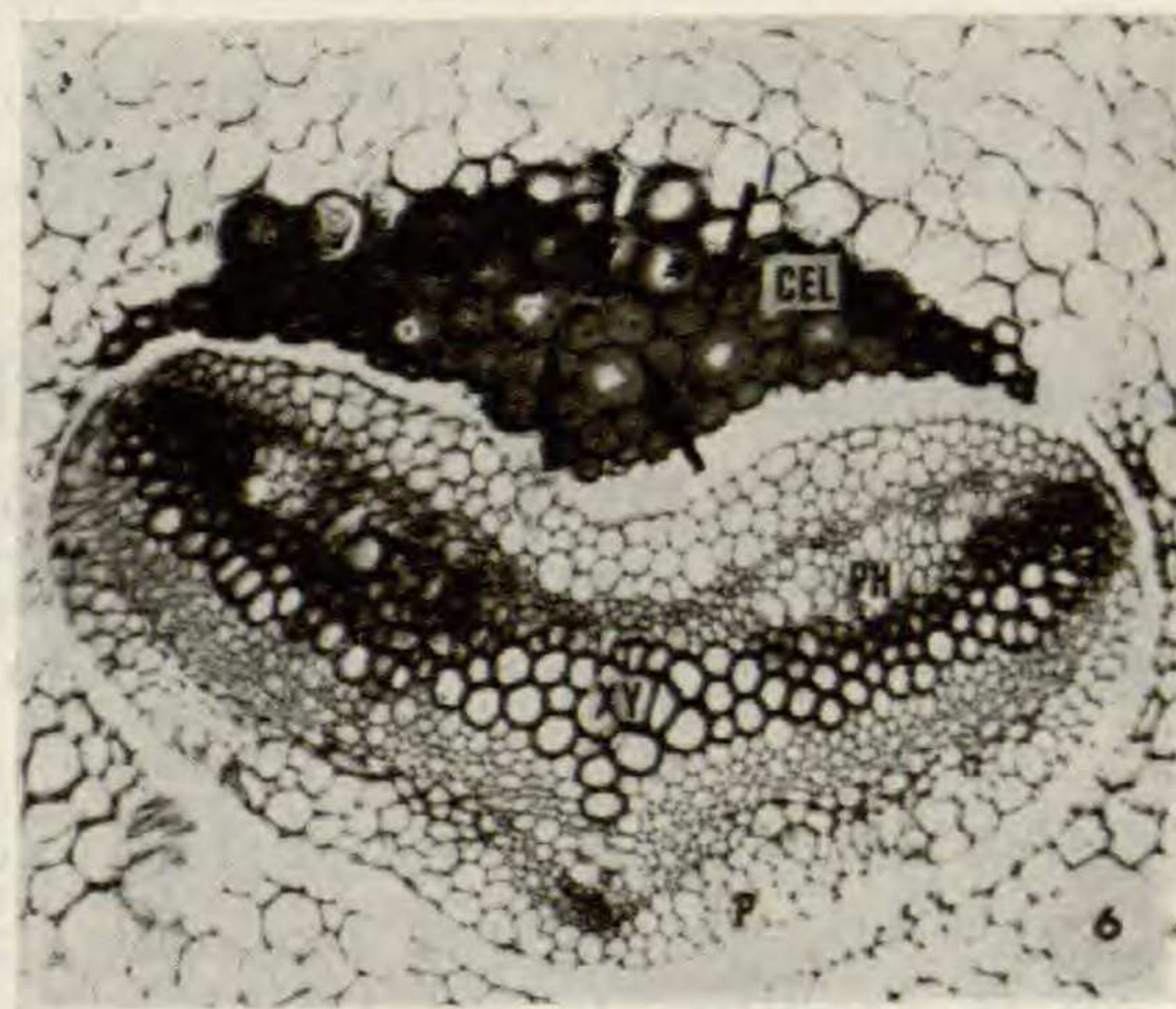
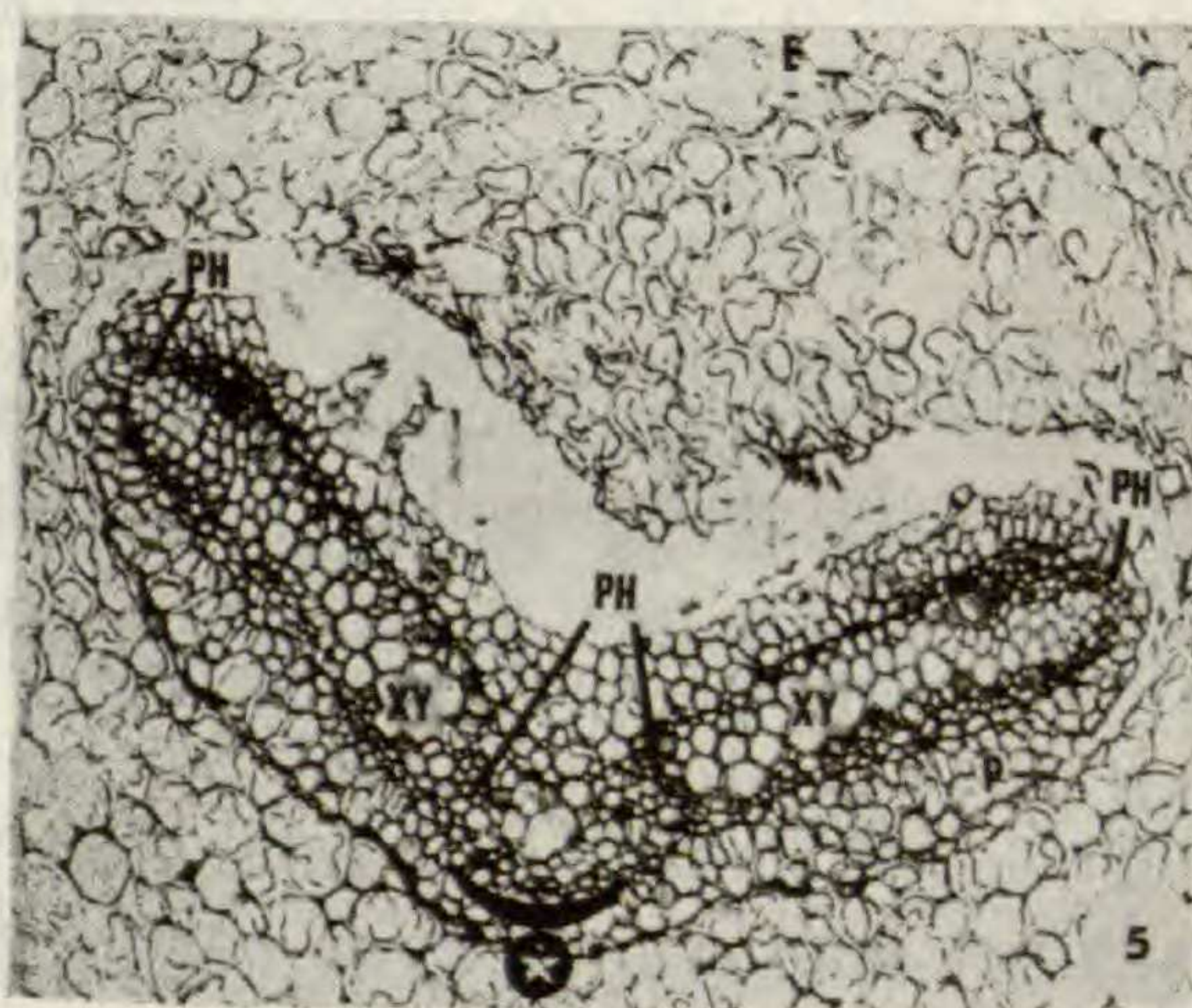
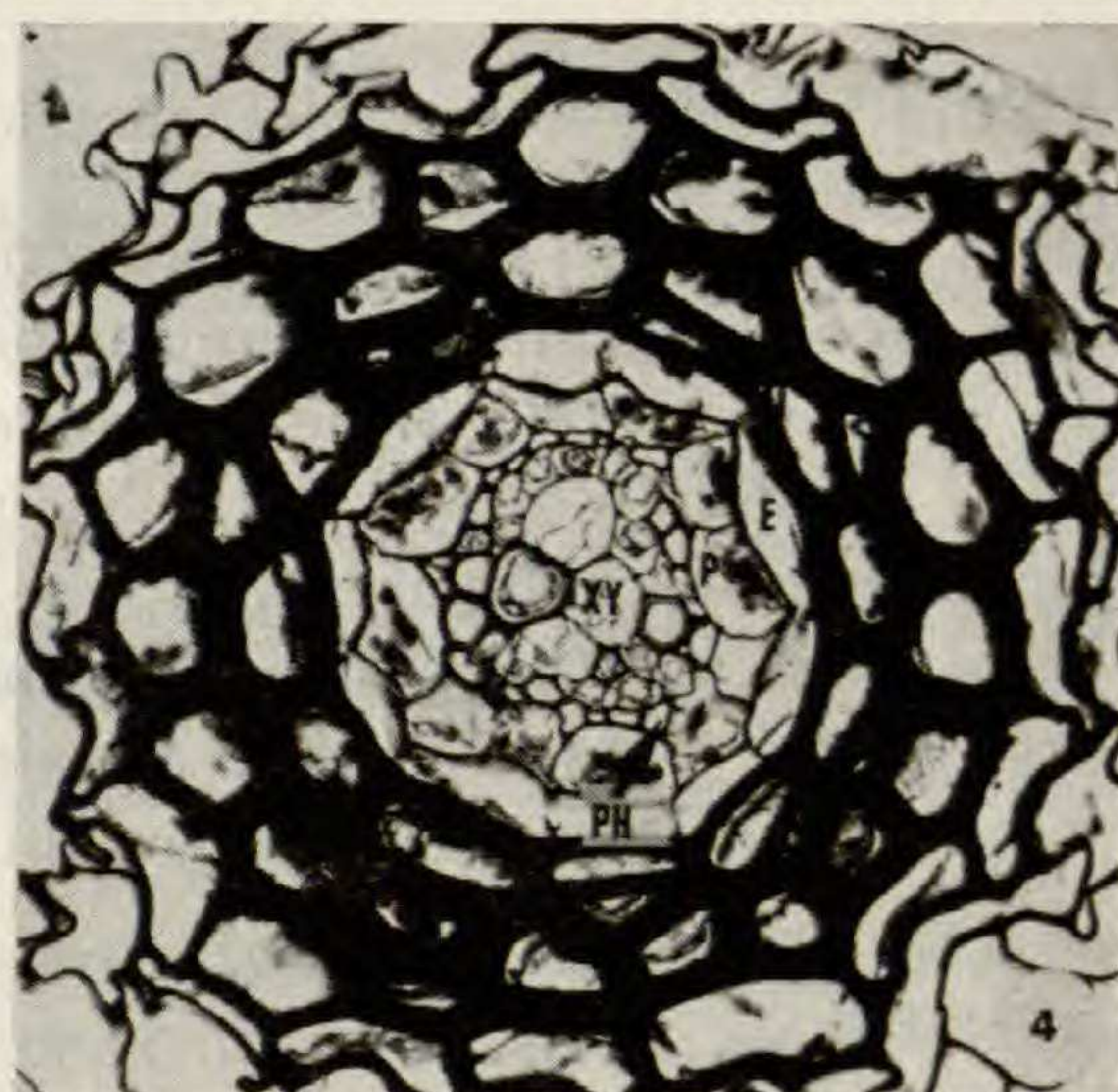
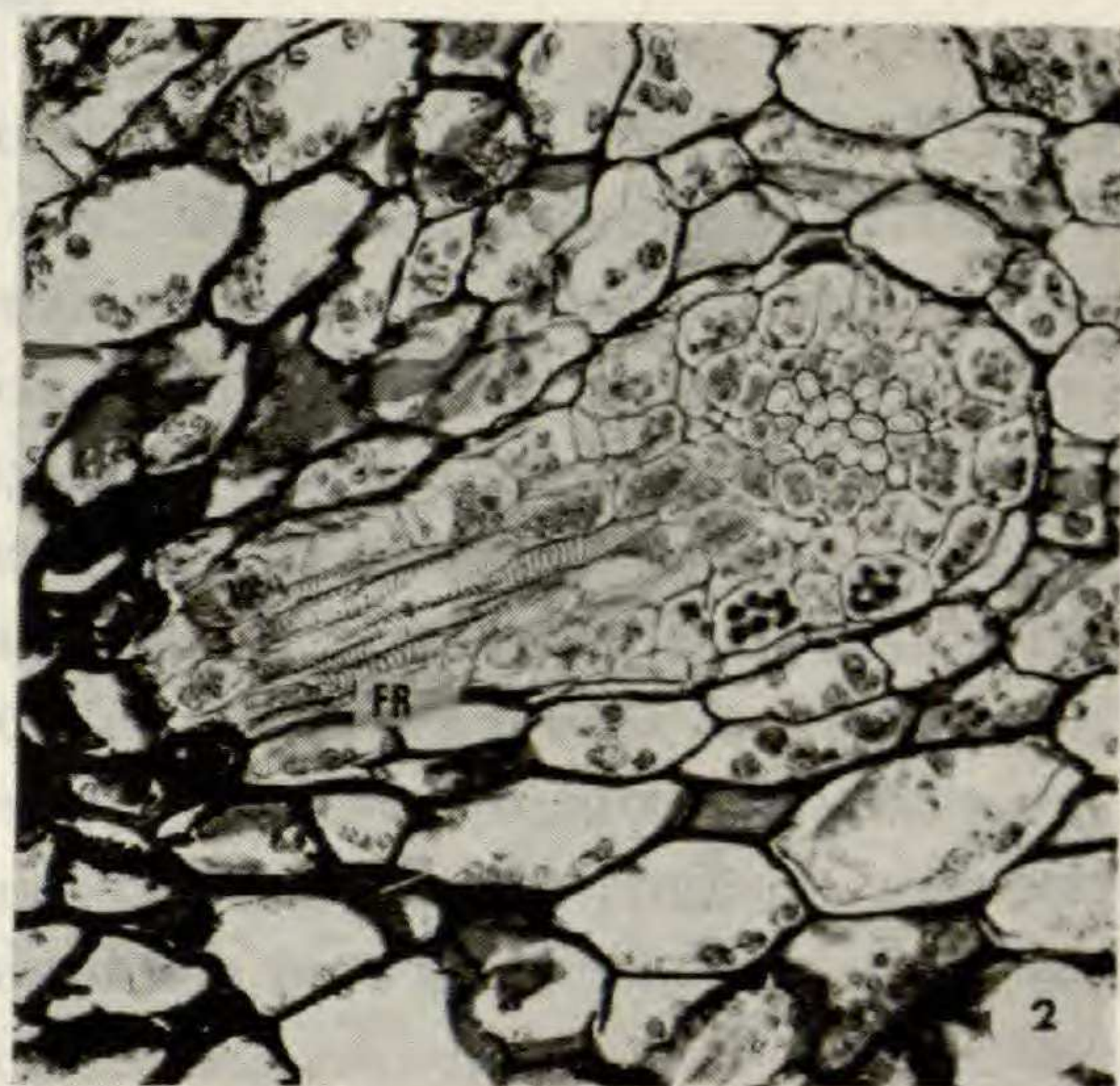
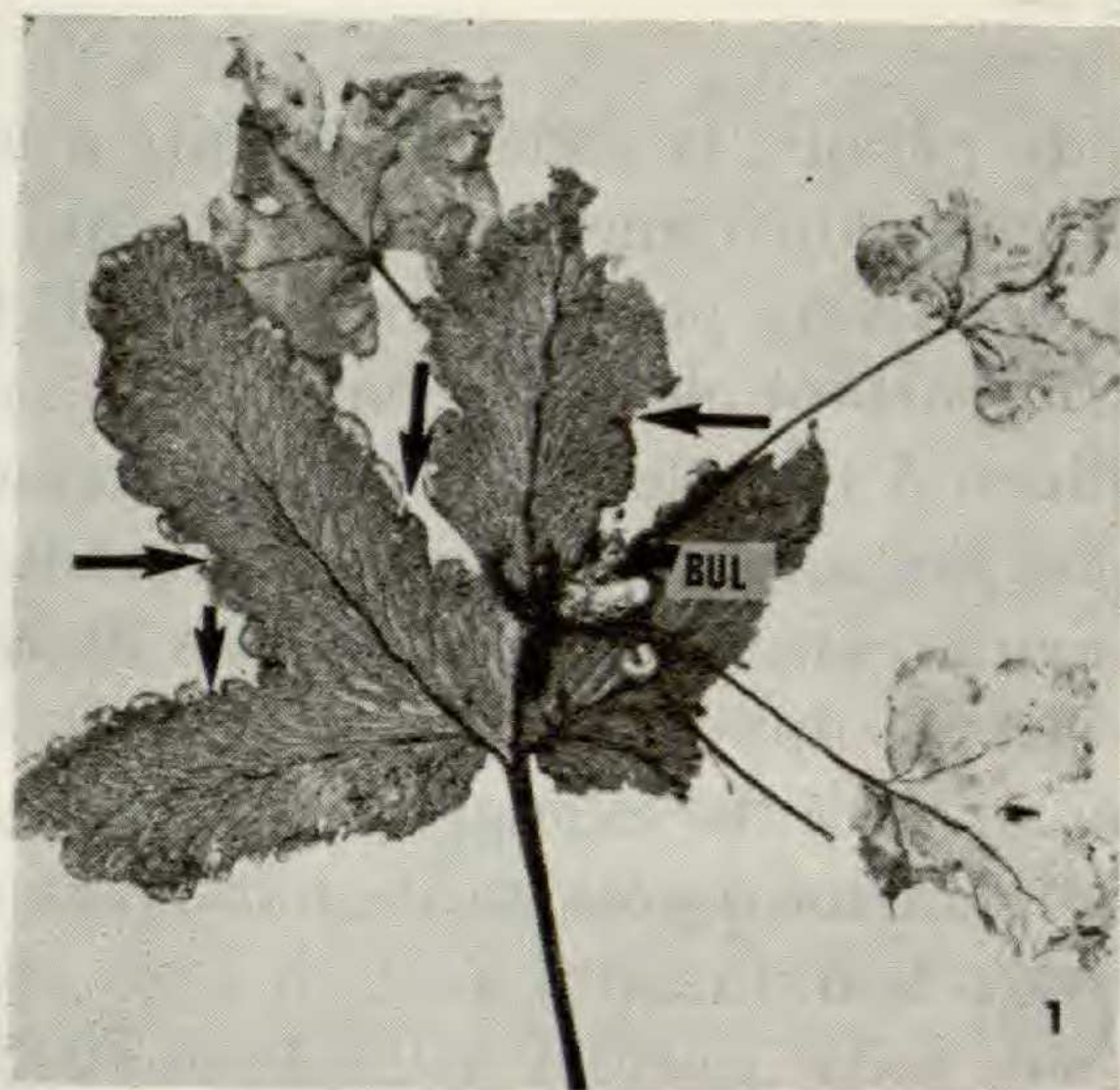
ANATOMIE DE LA RACINE

La cellule apicale est de type classique. L'endoderme, à cadre, et le péricycle, uniasial, comportent un nombre presque identique de cellules. Le phloème décrit deux arcs de cercle de part et d'autre du xylème central. Le parenchyme cortical interne est formé de plusieurs assises cellulaires dont les parois s'épaississent chez les racines âgées (Pl. 1, 4). L'émission de la trace racinaire se situe dans la région dorsale des méristèles, soit en son milieu, soit à ses deux extrémités lorsque deux racines sont initiées simultanément.

ANATOMIE DE LA FRONDE

La cellule apicale foliaire, trifaciale-cunéiforme, a son arête dièdre orientée perpendiculairement à l'axe longitudinal du rhizome.

A la base du pétiole, la vascularisation rappelle celle observée chez *H. arifolia*. En effet, la trace foliaire est simple, bien qu'elle comporte deux masses distinctes de xylème (Pl. 1, 5); chacune d'elles étant délimitée par un phloème et un parenchyme phloémien uni- ou pluriassial. Chez *H. palmata*, on note la présence d'un petit groupe de cellules de xylème situé à proximité des deux pôles de xylème les plus rapprochés (Pl. 1, 5). Ces derniers, à un niveau plus élevé, fusionnent pour former un « V » ou un « X ». Cet ensemble — y compris « l'îlot de xylème » — est complètement entouré par le phloème et le parenchyme



Pl. 1. — *Hemionitis palmata* L. : 1, face inférieure d'une fronde fertile ; une bulbille s'est développée (BUL), les autres restent à l'état quiescent (flèches) $\times 0,55$; 2, axe de la plantule en CT ; émission de la première fronde (FR) dès le stade de la protostèle $\times 583$ (P.A.S.-F.G.) ; 3, coupe transversale du rhizome ; solénostèle ouverte en « U » ; émission de nombreuses racines (RC) ; début d'émission de la trace foliaire (FR) $\times 93$ (P.A.S.-F.G.) ; 4, coupe transversale dans une racine $\times 981$ (P.A.S.-F.G.) ; 5, coupe transversale du pétiole ; la trace foliaire est simple mais constituée de deux masses de xylème (XY) entourées par le phloème (PH) ; îlot de cellules de xylème (étoile) $\times 204$ (P.A.S.-F.G.) ; 6, coupe transversale du pétiole ; fusion des éléments conducteurs des deux méristèmes ; cellules lignifiées (CEL) et présence de méats (flèches) $\times 201$ (C.V.M.).

phloémien (Pl. 1, 6). Dans la partie supérieure du pétiole, la stèle est réduite à une bande médiane de xylème légèrement incurvée : elle délimite ainsi une zone concave qui est entièrement occupée par un massif cellulaire ayant des traits particuliers (Pl. 1, 6). En effet, ces cellules présentent un épaissement très important de leurs parois qui se colorent par la safranine ; elles sont donc fortement lignifiées. A titre de contrôle, nous avons effectué plusieurs séries de coupes qui ont été colorées par des « carmino-vert de Mirande » de provenances différentes¹. Or, à chaque fois, nous avons constaté que les parois de ces cellules ne fixaient pas le vert d'iode, comme on pouvait le supposer, mais seulement le carmin. Au total, ces réactions contradictoires — face aux colorants — suggèrent un type d'incrustation particulier. Enfin, signalons que de nombreux méats, de taille relativement importante, existent au sein de ce groupe cellulaire (Pl. 1, 6).

ANATOMIE DE L'AXE

La cellule apicale de l'axe est tétraédrique ; elle est donc de type classique.

A la base du rhizome, la première racine et la première fronde (Pl. 1, 2) sont initiées dès le stade de la protostèle. Celle-ci évolue en siphonostèle, en solénostèle fermée puis ouverte en « U », enfin en dictyostèle. L'émission de la trace foliaire provoque une brèche dans la vascularisation caulinaire.

Chez cette jeune plantule, à chaque fronde correspond une racine qui paraît prolonger celle-ci. Cette parité s'observe, chez certains échantillons, jusqu'à la septième fronde ; des racines supplémentaires nodales ou inter-nodales, n'apparaissent que plus tardivement.

L'AXE ADULTE

Le port des frondes stériles est horizontal alors que celui des frondes fertiles est dressé ; le pétiole des premières est beaucoup plus court que celui des secondes. Toutes les frondes peuvent être vivipares, comme chez *H. arifolia*.

Les caractères morpho-anatomiques du rhizome adulte sont semblables à ceux de la plantule. La vascularisation du rhizome est une dictyostèle composée, en général, de deux méristèles. La plupart des émissions racinaires sont semblables à celles décrites précédemment ; toutefois, des racines peuvent être émises à proximité et de part et d'autre de la région où se produira la brèche foliaire (Pl. 1, 3).

La ramification caulinaire de *H. palmata* n'a jamais pu être observée sur les nombreux échantillons, d'origines très différentes, dont nous disposons. Ceci vient confirmer ce que nous avons déjà noté à propos de *H. arifolia* : cette ramification est certainement très rare chez ces deux espèces.

1. Solutions de carmino-vert utilisées par plusieurs laboratoires et préparées à partir de colorants de marques commerciales différentes.

LA BULBILLE

La multiplication végétative observée au niveau des frondes de *H. arifolia* se retrouve chez *H. palmata*. Toutefois, chez cette dernière espèce, les bulbilles foliaires sont — relativement — plus fréquentes (Pl. 1, 1). Ces formations spontanées existent aussi bien sur les frondes fertiles que stériles (Pl. 1, 1) et leur nombre varie d'une fronde à l'autre : souvent de 2 à 8. La bulbille se développe au fond d'un sinus foliaire de position quelconque (Pl. 1, 1). Compte tenu de leur implantation variable et de leur degré de développement inégal, il est difficile de déceler a priori, chez une très jeune fronde, les sinus susceptibles d'être bulbilifères.

Les premiers stades de la bulbille se signalent uniquement par une prolifération plus importante de poils au fond d'un « cran » du limbe ; ils assureront la protection du jeune apex. Toutefois, il faut remarquer qu'un des bourgeons acquiert un développement prédominant et assurera seul la multiplication végétative (Pl. 1, 1) alors que les autres, de taille plus réduite, restent à l'état quiescent. Ce bourgeon occupe une position quelconque dans la moitié gauche, ou droite, du limbe. Ce nouvel individu poursuit son développement sur la fronde-mère (Pl. 1, 1). La complication progressive du limbe, chez les frondes successives, est identique à celle du sporophyte issu de la germination d'une spore, mais elle est ici plus rapide. En effet, ces premières frondes peuvent dans certains cas porter à leur tour des bulbilles. Cette potentialité, acquise précocement, persiste chez toutes les frondes suivantes qui porteront un ou plusieurs bourgeons adventifs. Par la suite, la bulbille s'enracine plus ou moins tôt, soit que le pétiole porteur vient au contact du sol, soit qu'elle se détache de la fronde-mère ou que celle-ci se nécrose.

Nous avons constaté que les bulbilles sont rares sur les frondes dont les sinus sont peu marqués. Il semble qu'il y ait, à cet égard, relation entre la morphologie du limbe et ses potentialités organogènes.

Comme nous allons le montrer dans notre étude anatomique, toutes les bulbilles sont susceptibles d'être fonctionnelles.

Aux stades initiaux du développement, on observe, au « fond » d'un sinus foliaire (Pl. 2, 10), un massif de cellules protégé par de nombreuses formations épidermiques. La bulbille, en coupe transversale, est un petit groupe de cellules noyé dans le parenchyme foliaire (Pl. 2, 8). Dans tous les cas, on décèle, très précocement, la cellule apicale tétraédrique de l'axe (Pl. 2, 8). Par la suite, se différencient, toujours très rapidement, les cellules apicales des racines et des frondes (Pl. 2, 7). La concentration en grains d'amidon dans les cellules de la bulbille est très variable d'un échantillon à l'autre. Il en est de même pour les cellules du limbe, qu'elles soient plus ou moins proches du bourgeon épiphyllé. Apparemment, il n'y aurait donc pas — ou peu — de relations entre la concentration en grain d'amidon et la présence d'une jeune bulbille.

La vascularisation de la bulbille se raccorde à celle du limbe (Pl. 2, 11) à proximité de la bifurcation d'une nervure foliaire. Ces faits sont semblables à ceux déjà observés chez *H. arifolia*. A la base de ce bourgeon, la vascularisation est réduite à une protostèle très fugace (Pl. 2, 9) tout comme la siphonostèle qui lui succède. Elle évolue ensuite en

solénostèle fermée puis ouverte en « U » et enfin, en dictyostèle (Pl. 2, 12). Sur tous les échantillons étudiés, l'émission des premières racines débute avec l'installation de la solénostèle fermée, mais l'émission de la première fronde est plus tardive. Il est à noter que la parité fronde-racine, observée lors des premiers stades du développement du jeune sporophyte issu de spore, se retrouve également chez la bulbille. Mais très rapidement des racines supplémentaires seront visibles entre deux frondes successives.

Les cellules apicales des différents éléments de la bulbille sont elles aussi semblables à celles de la plantule et de l'axe adulte (Pl. 2, 7).

DISCUSSION

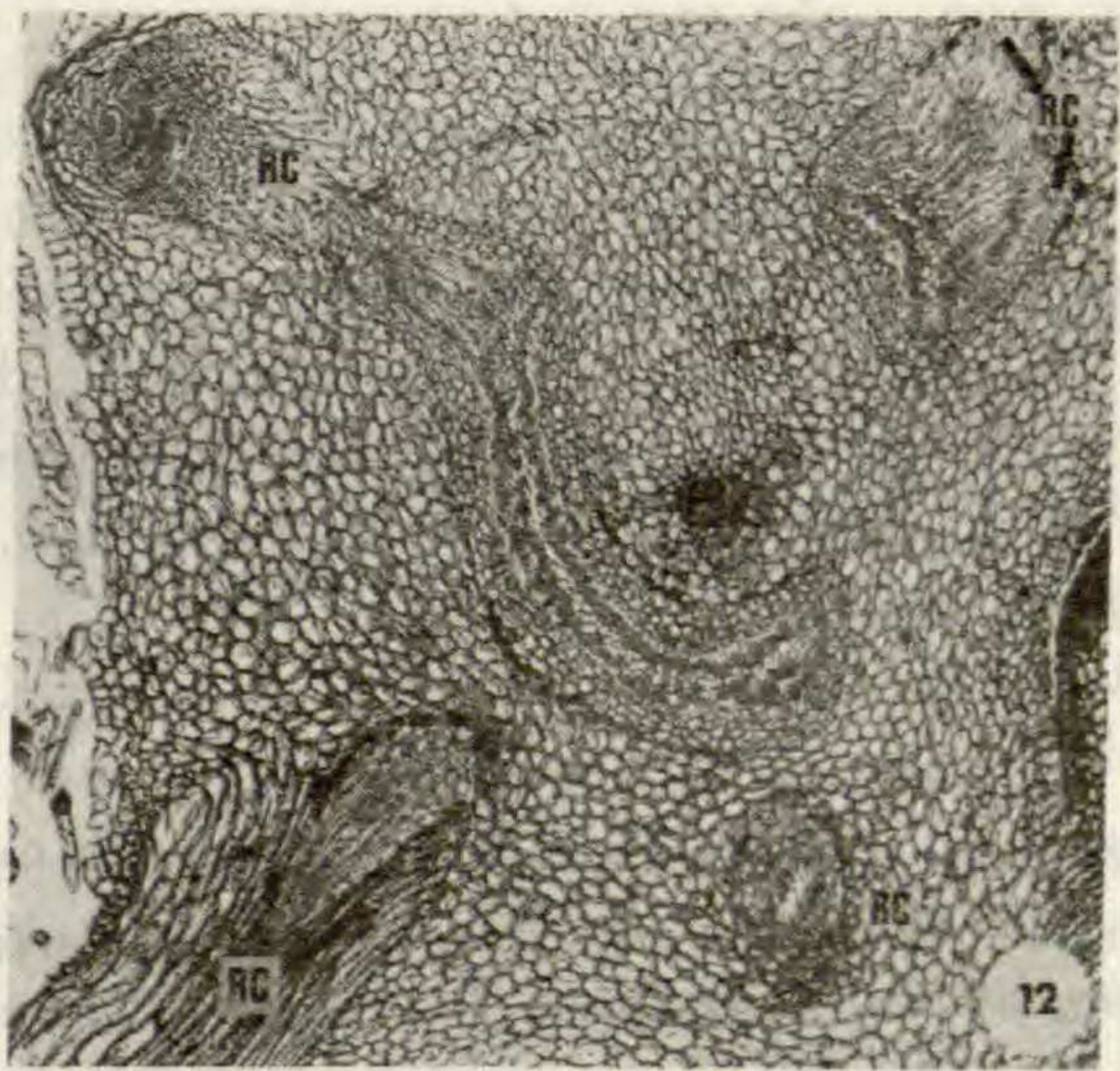
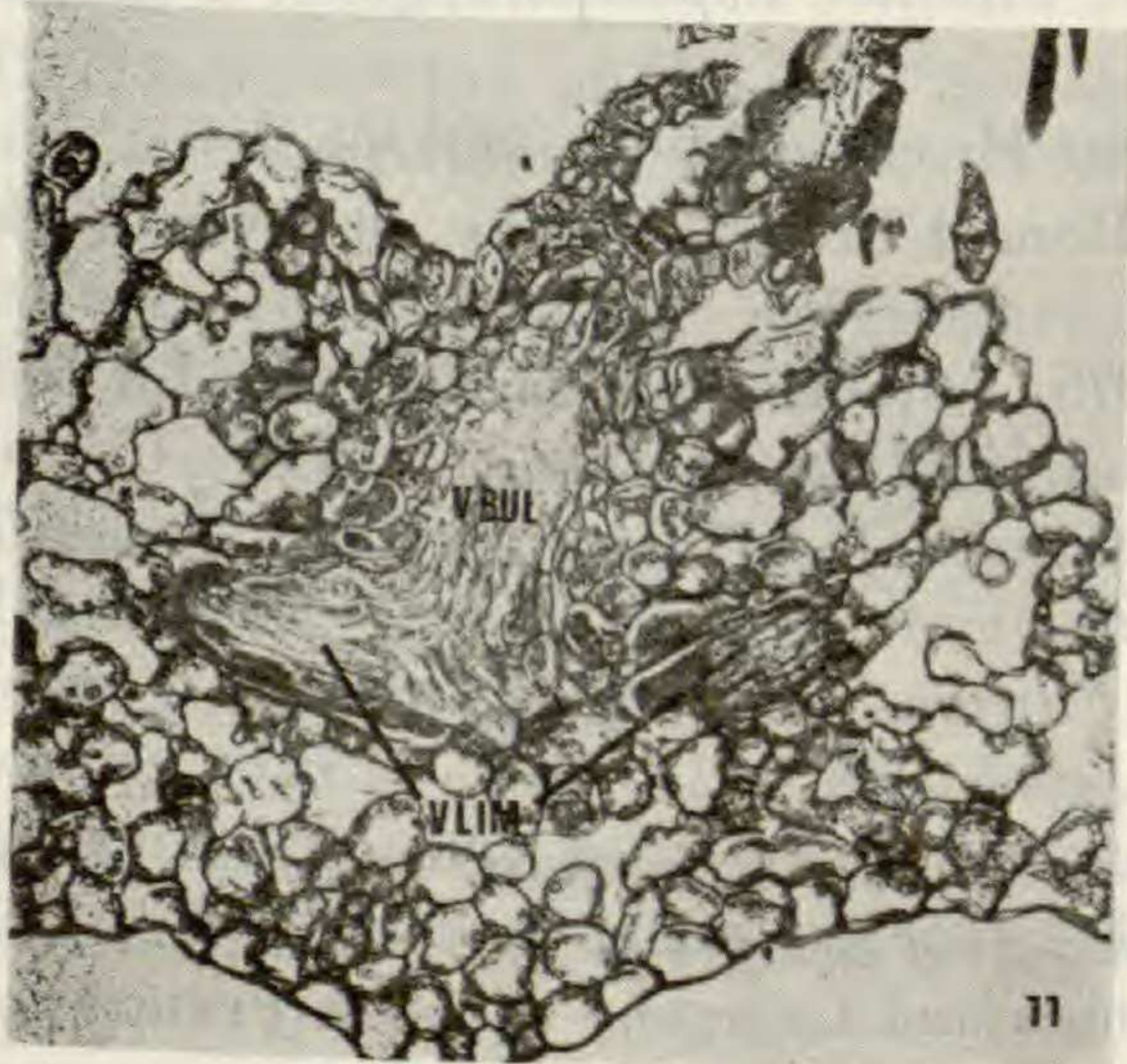
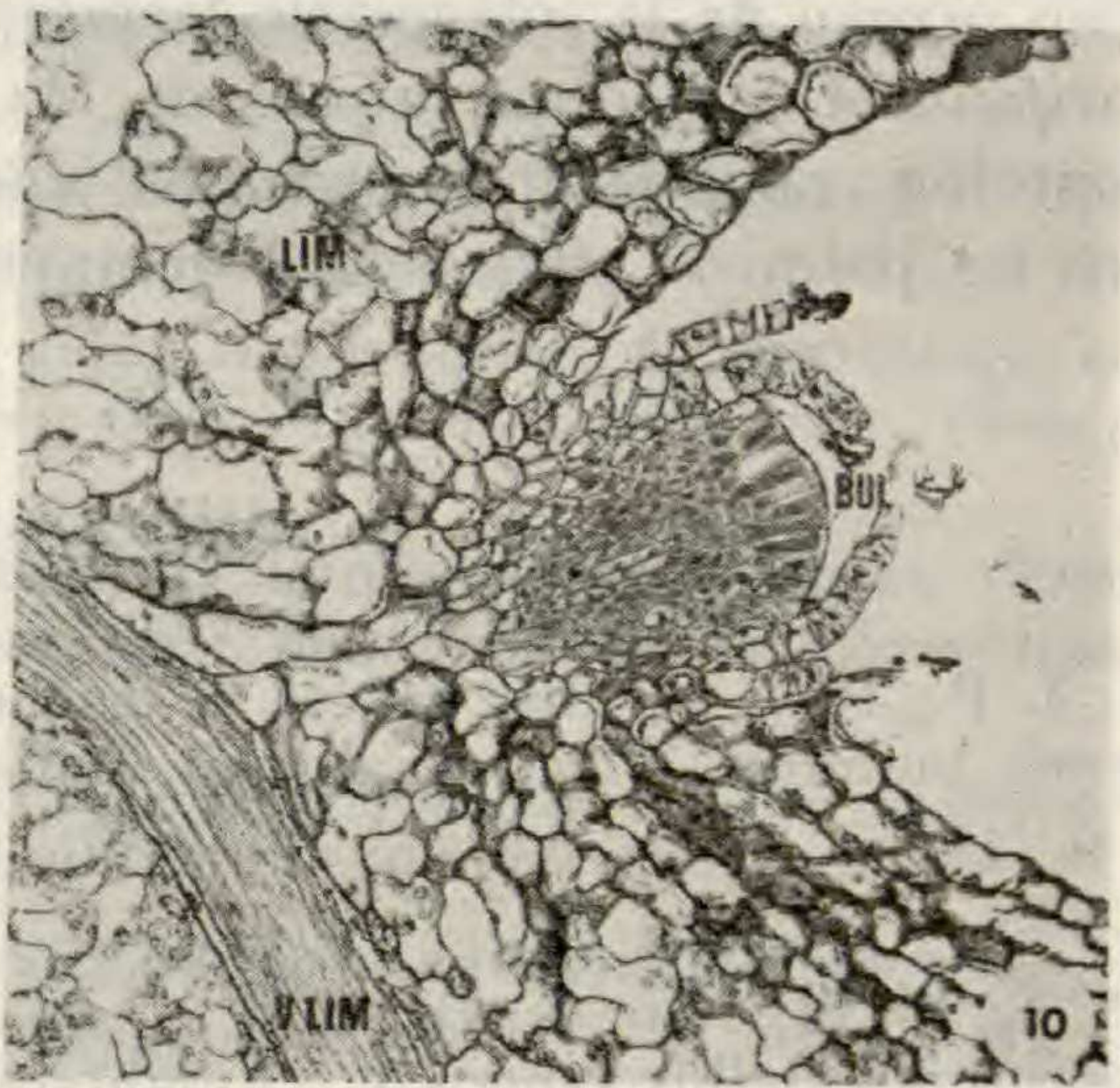
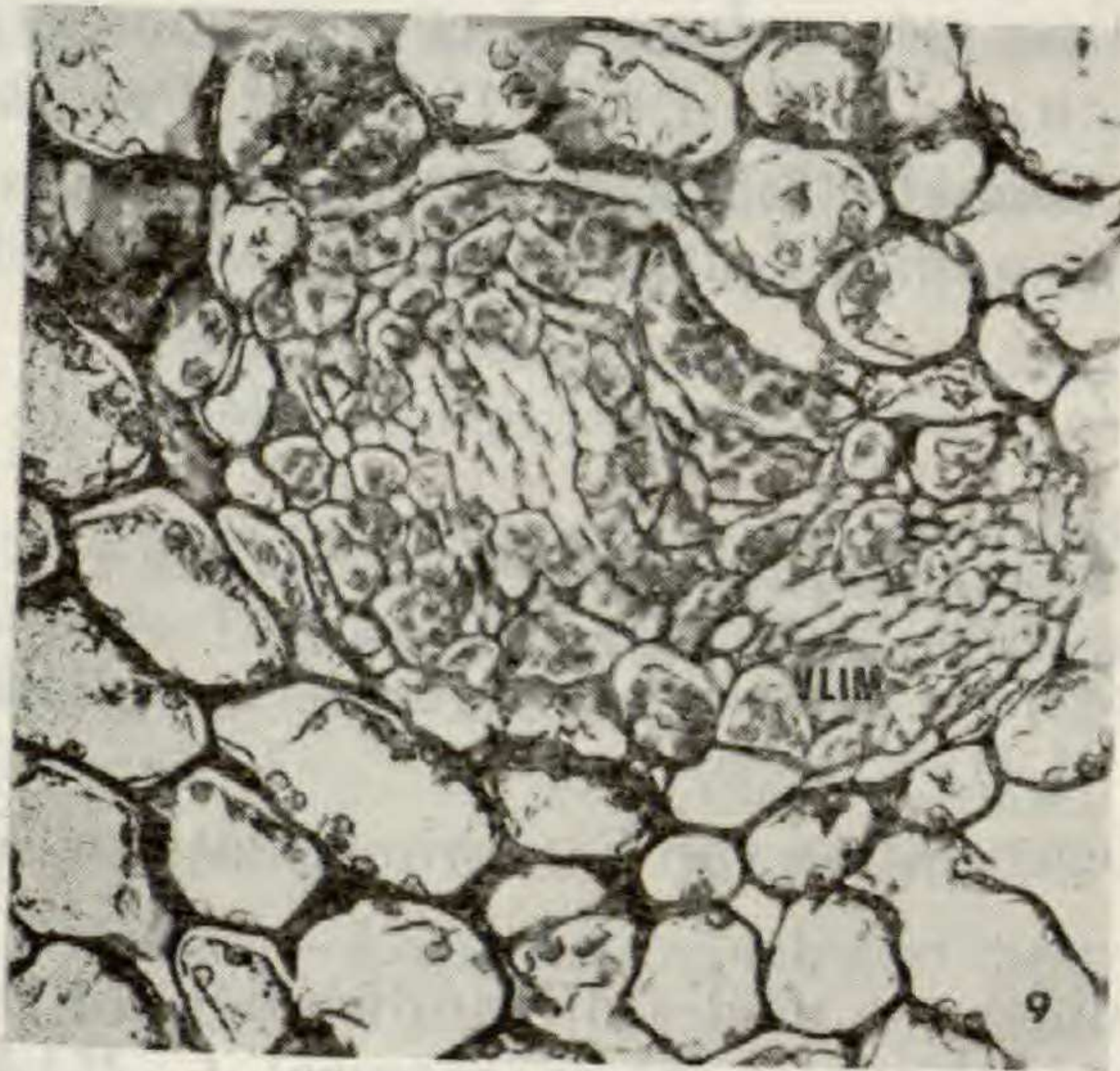
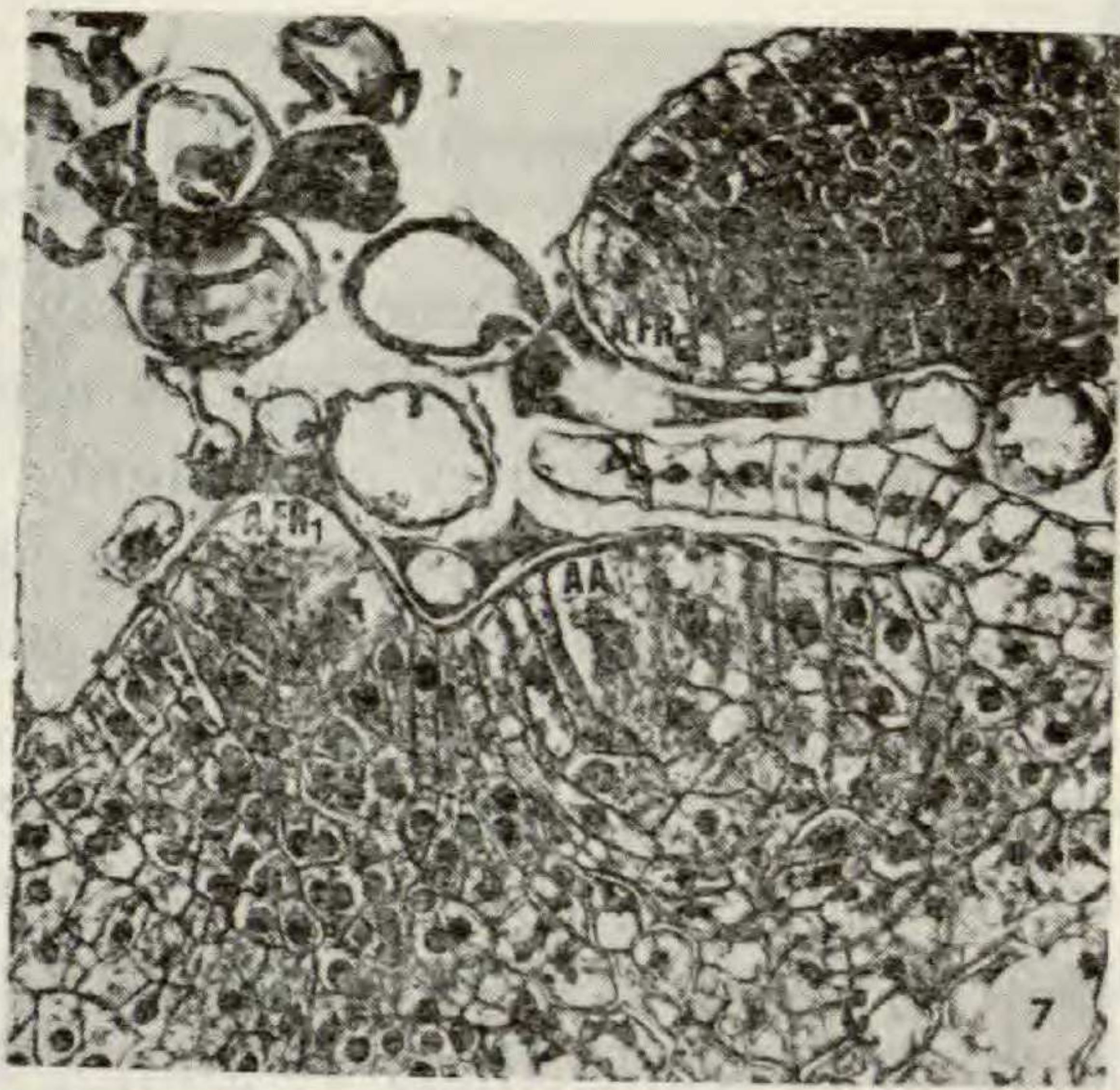
Le genre *Hemionitis* L. a été étudié par NAYAR (1956, 1962), mais il s'agit essentiellement d'observations consacrées à *H. arifolia*. L'espèce qui nous occupe n'a fait l'objet d'aucune publication particulière.

L'émission de la trace foliaire entraîne la formation d'une brèche. Cette trace est unique, bien qu'elle soit formée de deux masses distinctes de tissus conducteurs. Ces observations rejoignent celles que nous avons faites concernant *H. arifolia* et sont en accord avec celles de NAYAR. Mais ici nous observons également, à proximité des pôles de xylème les plus rapprochés, un petit massif de cellules xylémiennes qui n'a jamais été signalé. Au sommet du pétiole, la stèle foliaire est incurvée et sa région concave est renforcée extérieurement par un groupe de cellules ayant des méats importants. Leurs parois, très épaissies, réagissent différemment aux colorants classiques de la lignine. Cette masse cellulaire particulière est absente chez *H. arifolia*. Nous avons là un bon caractère systématique différenciant ces deux espèces.

Nous n'avons pu déceler aucun bourgeon latéral ni par l'étude morphologique de nombreux rhizomes ni par l'examen histologique du méristème apical. La ramification est d'ailleurs considérée comme rare dans ce genre (NAYAR, 1962; NICOLAS, 1983a).

Les bulbilles foliaires de *H. palmata* sont beaucoup plus nombreuses que chez *H. arifolia*. Chez la première espèce, la bulbille se situe en n'importe quel point de la marge du limbe, à hauteur d'une encoche, alors que chez la seconde, elle occupe une position bien déterminée à la base du limbe. Il y a contestation quant à la présence de bulbilles selon que la fronde est fertile ou non. Selon NAYAR (1956) les frondes fertiles en sont dépourvues, alors que ROTHSCHILD (1868, tome 2) notait déjà « les frondes fertiles sont fréquemment vivipares ». Nous avons observé des bulbilles sur les deux types de frondes.

Chez *H. palmata*, plusieurs bourgeons sont visibles macroscopiquement sur une fronde, ce qui est en accord avec ROTHSCHILD (1868, tome 2) et en opposition avec les indications de MARCHAL pour qui « la bulbille est solitaire » (1962) ou encore « qu'un seul bourgeon est nettement développé par rapport aux nombreux autres qui ne sont même pas visibles à l'œil nu » (1969). Il est vrai que certains bourgeons sont de taille très réduite, mais néanmoins toujours visibles. Un seul d'entre eux se développe activement, la fronde-mère étant encore vivante, les autres restant à l'état quiescent. L'examen histologique révèle que



Pl. 2. — *Hemionitis palmata* L. : 7, région apicale de la bulbille en CL ; noter l'orientation de l'apicale de fronde (AFR₁) par rapport à l'apicale d'axe (AA) × 575 (P.A.S.-F.G.) ; 8, très jeune bulbille (BUL) en CT dans le limbe (LIM) ; l'apicale d'axe (AA) est déjà visible × 131 (P.A.S.-F.G.) ; 9, base de l'axe de la bulbille en CT ; protostèle ; raccord avec la vascularisation du limbe (VLIM) × 757 (P.A.S.-F.G.) ; 10, bulbille (BUL) en CL à la base du sinus foliaire (LIM) × 246 (P.A.S.-F.G.) ; 11, jonction de la vascularisation de la bulbille (VBUL), en CT, avec deux nervures du limbe (VLIM) × 292 (P.A.S.-F.G.) ; 12, axe de la bulbille en CT ; dictyostèle ; émission de plusieurs racines (RC) × 93 (H.L.).

toutes les bulbilles, même les plus réduites, sont fonctionnelles, étant déjà dotées d'une apicale tétraédrique bien caractéristique.

Dans le cas de la fronde vivante, on est donc en présence d'une inhibition de corrélation. Celle-ci nous paraît bien confirmée par le fait que lorsque le limbe se nécrose plusieurs ébauches de bulbilles se développent alors, mais pas toutes cependant.

Chez la plantule issue de spore, les frondes juvéniles sont dépourvues de formations épiphyllées comme l'a déjà noté NAYAR (1956), alors que les premières frondes initiées par la bulbille sont susceptibles, à leur tour, de porter de tels bourgeons.

La vascularisation de la bulbille est en relation avec celle du limbe, au niveau de la bifurcation d'une nervure foliaire secondaire. L'évolution de cette vascularisation est semblable à celle du jeune sporophyte issu de spore : elle débute elle aussi par une protostèle. L'initiation des premières racines précède celle de la première fronde, mais elles ne sont émises qu'au niveau de la solénostèle fermée. Ceci est conforme à ce que nous rapportons pour *H. arifolia* et aux observations de MARCHAL (1962, 1965, 1968) et PENON (1959a, 1959b). Toutefois, nous ferons remarquer une nouvelle fois que ces deux auteurs passent sous silence les premiers stades de développement de l'axe de la bulbille.

BIBLIOGRAPHIE

- AUQUIERE, J. P., 1971. — Histogenèse et trachéogenèse des régénérations de la bulbille de *Cystopteris bulbifera*. *Phytomorphology*, India 21 (1) : 77-85.
- BEYERLE, R., 1932. — Untersuchungen über die Regeneration von Farnprimärblättern. *Planta* 16 : 622-665.
- BONNET, A. L. M. & NICOLAS, P., 1976. — Les différents modes de ramification du rhizome de l'*Adiantum capillus-veneris* L. (Adiantaceae, Filicinée Leptosporanginée). *C. R. Acad. Sci., Paris* 283 : 623-625.
- CHRISTENSEN, C., 1906. — *Index Filicum*. Hagerup H. ed., Hafniae, 804 p.
- COPELAND, E. B., 1947. — *Genera Filicum*. The Ronald Press Company ed., New-York, 262 p., 10 pl.
- CRABBE, J. A., JERMY, A. C. & MICKEL, J. T., 1975. — A new genetic sequence for the pteridophyte herbarium. *Fern Gazette* 11 (2 et 3) : 144-162.
- HOOKE, W. J., 1848-1970. — *Species Filicum*. Cramer J. ed. (reprint 1970), Lehre 5, 250 p., 70 pl.
- HOOKE, W. J. & BAKER, J. G., 1874. — *Synopsis Filicum*. Robert Hardwicke ed., London, 573 p., 9 pl.
- HOSHIZAKI, B. J., 1976. — *Fern Growers Manual*. Knopf A. A. ed., New-York, 280 p.
- HOTCHKISS, R. D. & MANUS Mac, 1948. — *Periodic Acid Schiff's (P.A.S.) Reaction*. In *Botanical Histochemistry*. JENSEN, W. A., 1960. Freeman and Company ed., San Francisco, London, 408 p., 198-199.
- JENSEN, W. A., 1960. — *Botanical Histochemistry*. Freeman and Company ed., San Francisco, London, 408 p.
- JERMY, A. C., CRABBE, J. A. & THOMAS, B. A., 1973. — *The phylogeny and classification of the ferns*. Academic Press ed., London, 284 p., 32 pl.
- JOHANSEN, D. A., 1940. — *Plant Microtechnique*. Mc Graw-Hill ed., New-York, London, 523 p.
- KUPPER, G. W., 1906. — Über Knospenbildung an Farnblättern. *Flora* 96 : 337-408.

- MARCHAL, M., 1962. — *Contribution à l'étude du bourgeonnement épiphyllé chez les Fougères tropicales*. Doctorat de 3^e Cycle de Botanique Tropicale, Université de Paris, 99 p. dactylographiées.
- MARCHAL, M., 1965. — Le bourgeonnement épiphyllé spontané des Fougères tropicales. *Adansonia*, sér. 2, 5 : 239-270.
- MARCHAL, M., 1968. — Quelques remarques sur l'ontogénie des plantules épiphyllées des Fougères. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém. : 223-235.
- MARCHAL, M., 1969. — Localisation et dimensions des bourgeons épiphyllés des Ptéridophytes et des Phanérogames. *Bull. Soc. bot. Fr.*, Mém. : 133-145.
- NAYAR, B. K., 1956. — Studies in Pteridaceae. II. Hemionitis Linn. *J. Indian bot. Soc.* 35 : 333-343.
- NAYAR, B. K., 1962. — Ferns of India. V. Hemionitis. *Bull. Nat. Bot. Gard.*, India 67 : 1-13.
- NICOLAS, P., 1976. — Contribution à l'étude morphologique et histologique de *Adiantum capillus-veneris* L. (Adiantaceae), Filicinée Leptosporangiée. *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 26 : 129-180, 9 pl.
- NICOLAS, P., 1979. — A propos de la ramification de *Adiantum hispidulum* Sw. (Adiantaceae, Filicinée Leptosporangiée). *Naturalia Monspeliensia*, sér. Bot., 31 : 1-13, 2 pl.
- NICOLAS, P., 1983a. — Contribution à l'étude du genre Hemionitis L. I. Morphologie et anatomie de *H. arifolia* (Burm.) Moore (Adiantaceae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 1 : 109-120.
- NICOLAS, P., 1983b. — Étude morpho-anatomique de *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels (Filicinée Leptosporangiée). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 5, section B, *Adansonia*, n° 2 : 189-198.
- OGURA, Y., 1938-1972. — *Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes*. Gebrüder Borntraeger ed., Berlin, Stuttgart, 502 p.
- PENON, G., 1959a. — La structure solénostélique des bourgeons adventifs d'*Asplenium dimorphum* var. *bulbiferum* Forst. et sa signification morphogénétique. *C. R. Acad. Sci., Paris* 249 : 153-155.
- PENON, G., 1959b. — Les phénomènes de tubérisation dans les bourgeons adventifs des Filicinées : le cas d'*Aspidium coadunatum* var. *gemmiferum* Mett. *C. R. Acad. Sci., Paris* 249 : 742-744.
- PICHI SERMOLLI, R. E. G., 1977. — Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31 (2) : 313-512.
- ROTHSCHILD, J., 1868. — *Les Fougères*. Librairie de la Soc. bot. Fr., Rothschild ed., Paris, 2 : 244 p., 81 pl.
- VEIGH, Mac I., 1937. — Vegetative reproduction of the fern sporophyte. *Botanical Review* 3 : 457-497.
- VERDOORN, F., 1938. — *Manual of Pteridology*. Martinus Nijhoff ed., La Hague, 660 p.
- VLADESCO, A., 1934. — *Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie et l'organogénie des Fougères Leptosporangiées*. Thèse Sci., Paris, 142 p.